Caldasia 17 (2): 301 - 312, 1993

COMPOSICION, ABUNDANCIA Y RIQUEZA DE ESPECIES DE LA COMUNIDAD DE MURCIELAGOS EN BOSQUES DE GALERIA EN LA SERRANIA DE LA MACARENA (META - COLOMBIA)

PEDRO SÁNCHEZ-PALOMINO
PILAR RIVAS-PAVA
Fundación Ulamá. Apartado 93674, Santafé de Bogotá, Colombia.

ALBERTO CADENA
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Apartado 7495, Santafé de Bogotá, Colombia.

Resumen

En bosques de galería en el sector norte de la Serranía de La Macarena (Colombia), se capturaron 919 individuos de 39 especies de murciélagos. Esta cifra se adiciona a reportes anteriores para un estimativo total de 44 especies que equivale al 25% de todas las especies presentes en el país y al 15.25% de la fauna de quirópteros reportada para la región neotropical, siendo el número más alto de especies hasta ahora encontrado en ecosistemas tropicales. De las 39 especies estudiadas una es muy abundante (*Carollia perspicillata*) en todos los muestreos, con abundancias relativas entre 44.4% y 69.4%; una especie es común (*Artibeus planirostris*) en todos los muestreos, con abundancias relativas mayores de 5%, cinco especies son comunes en algunos muestreos, más no en todos (*Artibeus fuliginosus, Carollia castanea, Desmodus rotundus, Uroderma bilobatum* y *Uroderma magnirostrum*) y hay un gran número de especies (32) raras, con abundancias relativas muy bajas. En el ensamblaje temporal (por muestreos) de la comunidad se presentan cambios tanto en las especies presentes (ya que no siempre son las mismas) como en el número de las mismas.

Abstract

In the northern part of the Serranía de La Macarena (Colombia) were collected 919 bats of 39 species from the gallery forest. This number plus previous reports give a total of 44 species, equivalent to 25% of total number of species reported for the country and 15.25% for the neotropical region. This is the highest number of bat species given for any tropical ecosystem up to now. One of the 39 species found (*Carollia perspicillata*) represent the bulk of the relative abundance in all the samples with relative abundances between 44.4% and 69.4%; one species is common (*Artibeus planirostris*) with relative abundances higher than 5%; five species are common in some samples but not in all of them (*Artibeus fuliginosus, Carollia castanea, Desmodus rotundus, Uroderma bilobatum* and *Uroderma magnirostrum*) and they are a great number (32) of rare species, with very low relative abundance values. In the pattern of temporal assemblage in the community are changes in the species present and its numbers.

Introducción

El área de estudio se encuentra a los 3° 18' de latitud norte y 73° 57' de longitud oeste (departamento del Meta, Municipio de San Juan de Arama, sector norte de la Reserva Nacional Natural La Macarena) en las estribaciones nororientales de la Serranía de La Macarena, entre los 450 y 500 msnm (fig. 1). El clima en la región presenta una estación seca (diciembre, enero, febrero y marzo) con precipitaciones promedio de 135 mm; es un tiempo seco, soleado y de poca nubosidad en las Llanuras de la Amazonia y la Orinoquia (Mejía, 1982). En abril y mayo hay un incremento de las precipitaciones con los máximos de precipitación en junio y julio, con valores medios de 530 mm y máximos de 716 mm (estación lluviosa); desde finales de julio, a agosto, septiembre y octubre se presenta un descenso en las lluvias estableciéndose nuevamente la época seca a finales de noviembre y principios de diciembre. En la región de estudio se encuentran terrazas aluviales conformadas por altillanura fuertemente disectada o «serranía», altillanura fuertemente disectada con selva y complejo de altillanura y serranía (Oppenheim, 1941; Goosen, 1964).

La Serranía de La Macarena ha sido señalada como un sitio donde convergen la flora y fauna de tres zonas biogeográficas: la llanura Amazónica, la vertiente oriental del norte de Los Andes y la llanura orinocense (Koopman, 1982).

De acuerdo con el estudio ecológico regional realizado por D. Rivera y V. Jaimes (com. pers.), en la localidad se presentan cuatro unidades paisajísticas, en función del relieve, topografía, geología, tipo de suelo, fisonomía de la vegetación y composición florística.

En la unidad paisajística I, las sabanas de San Juan de Arama o pajonal abierto dominan especies de gramíneas hasta de 60 cm: *Axonopus pulcher, Trachypogon plumosus, Andropogon leuchostachyus*; también se encuentran algunos arbustos de *Hyptis* spp. y *Miconia* spp. además de islotes dispersos de bosque denominados «matas de monte» de diámetro variable, desde 2 m hasta 1 hectárea o más, dependiendo de su grado de desarrollo y una altura del dosel de 10 a 15 m. Las especies más comunes de estas formaciones son *Casearia corymbosa, Curatella americana, Didymopanax morototoni, Erythroxylum macrophyllum, Jacaranda caucana, Pera arborea, Raimondia cherimolioides, Vismia macrophylla, Vismia baccifera* y *Xylopia aromatica*. A lo largo de los caños y quebradas de la zona se presenta bosque ripario no inundable, con un estrato arbóreo superior de una altura entre 15 a 20 m, con especies perennifolias y caducifolias (*Calophyllum brasiliensis, Enterolobium cyclocarpum, Norantea guianensis, Rheedia floribunda, Genipa americana*) con lianas y palmas abundantes principalmente de *Socratea exhorriza*; en el sotobosque se encuentran hierbas gigantes (*Phenakospermum guianensis*) y bambusoides (*Guadua angustifolia*). En el bosque ripario estacionalmente inundable («morichal») con un estrato arbóreo de 13 a 15 m de altura domina la palma *Mauritia flexuosa*. Son frecuentes en esta unidad pequeñas cubetas lacustres o pantanos estacionales con vegetación graminoide y arbustos en las márgenes, principalmente dominados por especies de *Hyptis, Vismia* y *Xyris*.

La unidad paisajística II o Cuchilla El Tablazo, es una mesa inclinada hacia el oriente, con alturas entre 400 y 600 msnm y vegetación de sabana o pastizal dominado por las especies *Trachypogon ligularis, Trachypogon vestitus, Bulbostylis capilaris* y *Bulbostylis paradoxa*; árboles pequeños y arbustos dispersos, principalmente *Bowdichia virgilioides, Byrsonima crassifolia* y *Palicourea rigida, Caladium macrotites, Eriope crassipes* y *Dioscorea atrescens*. En las cárcavas de erosión y laderas escarpadas se encuentra bosque con árboles bajos, de 8 a 12 m de altura, perennifolios y caducifolios, de fustes delgados, lianas y palmas frecuentes. Allí dominan las especies *Bowdichia virgilioides, Byrsonima crassifolia, Clusia loranthacea, Clusia columnaris*. Hay vegetación graminoide con especies de 20 a 30 cm de altura, dominado por *Aristida sp., Schizachyrium cf. brevifolium* y *Selaginella sp.*

En la unidad paisajística III se ubica el plano aluvial del río Güejar, conformado por un valle fluvial-coluvial con terrazas y depósitos recientes no inundables con coluvios erodados desde la Cuchilla el Tablazo y la Serranía de La Macarena. La vegetación se desarrolla en las terrazas y está compuesta por bosque ripario multiestratificado, con epífitas fanerógamas y criptógamas abundantes, lianas y palmas. En el dosel de alturas mayores de 25 m, dominan *Apeiba aspera, Aspidosperma oblonga, Couroupita guianensis* e *Hymenaea courbaril* y en los estratos bajos especies de *Heliconia* principalmente.

La unidad paisajística IV es la Serranía de La Macarena, con vegetación de bosque multiestratificado de dosel superior a 25 m de altura. Hay abundancia de palmas, árboles con raíces tabloides, epífitas, hemiepífitas y lianas. En el estrato arbóreo se presentan especies como *Billia columbiana, Brosimun utile, Cariniana pyriformes, Eschweilera* sp y *Mabea* sp. En los rastrojos secundarios predominan *Pteridium aquilinum* y *Heliocarpus* sp. En esta zona se encuentran cultivos (café de sombrío y caña de azúcar entre otros) y se practica la extracción de maderas principalmente «abarco» (*Cariniana pyriformis*) y la caza.

Metodología

Para la captura de los murciélagos se instalaron de dos a cuatro mallas de nylon (de 9m x 2m) durante 4 períodos de 15 días de duración cada uno, entre abril de 1988 y agosto de 1989, en épocas correspondientes a la transición de la estación seca a la estación lluviosa (muestreo a finales de abril y principios de mayo), al inicio de la estación lluviosa (muestreo a finales de mayo y principios de junio), a la estación lluviosa bien establecida (muestreo en julio) y a la disminución de las lluvias o época de transición hacia la estación seca (muestreo en agosto).

Se muestrearon los bosques ripícolas o de galería de los caños La Curía, Guamalito y Quebrada Honda (subcuenca hidrográfica del Río Güejar, cuenca del Río Guayabero), en lugares con intervención leve y en lugares con diferentes grados de alteración y recuperación, además del ecotono bosque-sabana y ocasionalmente las «matas de monte».

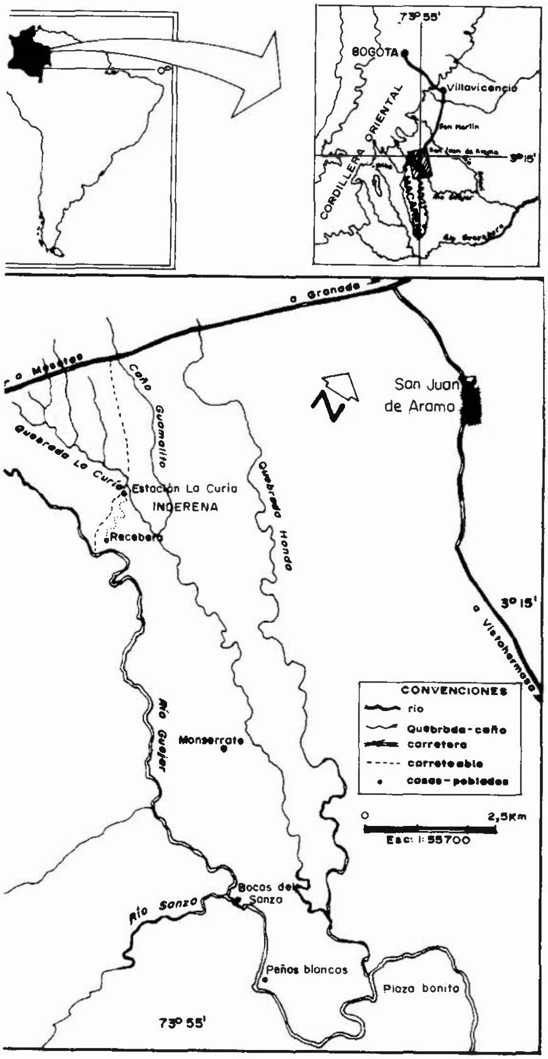
73º 55'
BOGOTA
Villavicencio
San Martín
San Juan de Arama
3º 15'
CORDILLERA ORIENTAL
MACARENA
Río Güejar
Río Guayabero
a Granada
a Mesetas
Caño Guamalito
Quebrada La Curía
Estación La Curía INDERENA
Recebero
Quebrada Honda
San Juan de Aramo
3º 15'
a Vistahermosa
CONVENCIONES
rio
Quebrbda-caño
carretera
carreteable
casas-poblados
0
2,5Km
Esc: 1: 55700
Río Güejar
Monserrate
Bocas del Sanzo
Río Sanzo
Peños blancos
Plaza bonito
73º 55'

Figura 1: Localización del área de estudio.

Para la clasificación de los murciélagos se siguió a Anderson & Jones (1984); no se tuvieron en cuenta los recientes trabajos de Baker *et al.* (1989) y Van Den Bussche (1992) para la clasificación de la familia Phyllostomidae. Los individuos colectados fueron preparados a la manera de piel y cráneo y/o esqueleto o en líquido y depositados en la colección teriológica del Instituto de Ciencias Naturales con los números de colección ICN 10215 a ICN 10778.

Se calculó la riqueza de especies utilizando el método de rarefracción, como ha sido recomendado por varios autores, para poder comparar el número de especies de la comunidad con diferente tamaño de muestra (Hurlbert, 1971; Sanders, 1968; Ludwig & Reynolds, 1988). La curva de rarefracción se derivó con base en el número de especies totales de todos los períodos de muestreo y sirve como curva calibradora para estimar el número esperado de especies $[E(S_n)]$ para cada período de muestreo (fig. 2).

El número de especies que puede esperarse de una muestra de n individuos tomada de una población de N individuos totales, distribuidos en S especies y denotado como $E(S_n)$, es:

$$E(S_n) = \sum_{i=1}^{S} \left\{ 1 - \left[\frac{\binom{N-ni}{n}}{\binom{N}{n}} \right] \right\}$$

Se calcularon además la riqueza o variedad de especies mediante los índices d_1 (Margalef, 1958) y d_2 (Menhinick 1964) cuyos valores aumentan a medida que el número de especies se hace mayor (Ludwig & Reynolds, 1988):

$$R_1 = d_1 = (S-1)/\ln(n)$$

$$R_2 = d_2 = S\sqrt{n}$$

Donde n es el número de individuos en la muestra y S es el número de especies.

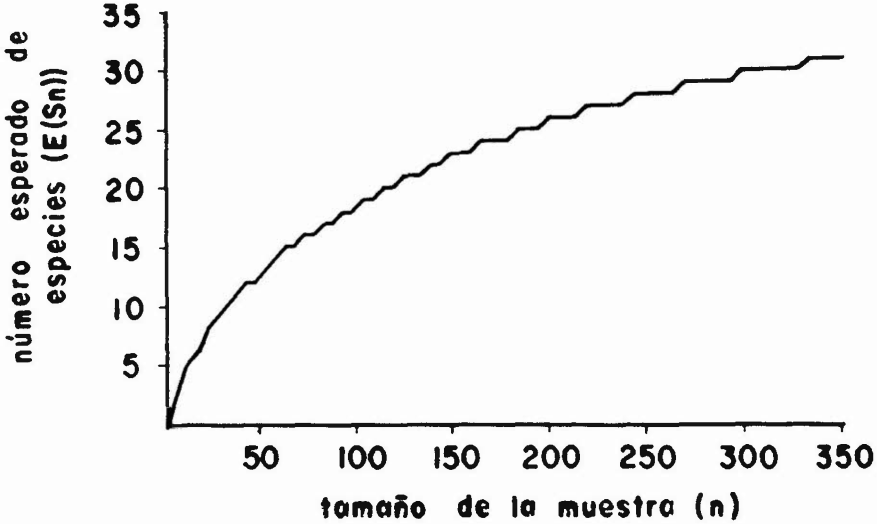

Figura 2: Curva de rarefracción. Número esperado de especies.

Resultados

CAPTURA. Se colocaron 108 mallas, cada una por un período aproximado de seis horas por noche lo que equivale a un esfuerzo de captura de 648 horas-malla. Se completaron 36 noches de trabajo, equivalentes aproximadamente a 216 horas totales de muestreo. En promedio fueron instaladas tres mallas por noche capturándose 919 individuos. El éxito de captura, definido como el número de individuos capturados en una hora-malla, fue de 1,418. En la tabla 1 se presentan los datos para cada período muestreado.

COMPOSICIÓN Y ABUNDANCIA DE ESPECIES EN LA COMUNIDAD. Se reportan para el área de estudio treinta y nueve especies de murciélagos (tabla 2) que adicionadas a *Sturnira ludovici, Sturnira tildae* y *Noctilio leporinus* registradas anteriormente para la misma localidad (depositadas en la colección teriológica del Instituto de Ciencias Naturales), *Tadarida laticaudata* (M. Gómez-Laverde, com. pers.) y *Furipterus horrens* (J. Kobayashi, com. pers.) capturadas posteriormente en la zona, suman para la localidad un total de 44 especies. Las últimas cinco especies no se tienen en cuenta para los análisis. El número de individuos capturados de cada especie y las abundancias relativas para cada período y totales se presentan en la tabla 3.

Carollia perspicillata es una especie muy abundante en todos los muestreos, con 514 individuos capturados y una abundancia relativa promedio de 55.9% (entre el 44.4 y el 69.4% por muestreo); *Artibeus planirostris* es una especie común en todos los muestreos, con 84 individuos capturados y una abundancia relativa promedio mayor del 5% (9.1%). Cinco especies son comunes (con abundancias relativas > de 5%) en algunos muestreos: *Carollia castanea* y *Uroderma bilobatum*, durante el primer muestreo; *Desmodus rotundus* durante el segundo y el tercer muestreo, *Artibeus fuliginosus* sólo durante el último muestreo y *Uroderma magnirostrum*, presente y común sólo durante el primer muestreo y ausente en los otros muestreos. Las otras especies presentan abundancias relativas bajas (< al 5%) que indican su condición de especies raras.

Las especies representadas en la muestra se ubican en las familias Vespertilionidae, Emballonuridae y Phyllostomidae. Esta última incluye a su vez

Tabla 1. Esfuerzo y éxito de captura.

	Abr	May	Jul	Ago	Total
Número de noches de muestreo	9	10	11	6	36
Horas totales de muestreo	54	60	66	36	216
Promedio de mallas colocadas por noche	2.66	3.00	3.18	3.16	300
Esfuerzo de captura:					
(Horas-malla)	144	180	210	114	648
Individuos capturados	178	205	222	314	919
Exito de captura:					
(Individuos/hora/malla)	1.236	1.139	1.057	2.754	1.418

representantes de cinco subfamilias: Carolliinae, Stenoderminae, Desmodontinae, Glossophaginae y Phyllostominae (fig. 3).

Los miembros de las subfamilias de la familia Phyllostomidae presentan patrones de abundancia más estables durante todas las épocas, siempre con el predominio de los carolinos y stenoderminos y en menor proporción de filostominos, glosofaginos y desmodontinos.

Dentro de la subfamilia Carolliinae la especie *Carollia perspicillata* fue la más abundante y presente durante todo el tiempo junto con *Carollia castanea*, esta última en menor proporción. Por el contrario, *Carollia brevicauda* sólo se capturó en abril y agosto y *Rhinophylla fischerae* sólo en mayo y agosto. Aunque *Rhinophylla pumilio* se capturó en los cuatro períodos, su abundancia fue bastante menor que las de las otras especies de carolinos. *Desmodus rotundus* es frecuente en la zona ya que encuentra buena oferta de alimento en el abundante ganado vacuno que pastorea en las Sabanas de San Juan de Arama. Tres de las cuatro especies de glosofaginos fueron capturadas en el mes de abril; de ellas el mayor número de individuos lo registró *Glossophaga soricina*; la especie *Lonchophylla robusta* se volvió a capturar sólo en julio, mientras que *Lonchophylla thomasi* no se capturó más; la cuarta especie, *Lionycteris spurrelli* se registró únicamente en agosto.

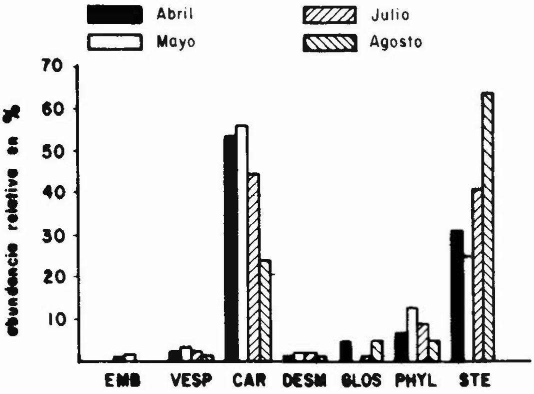

Figura 3: Abundancia relativa de las subfamilias. EMB: Emballonuridae; VESP: Vespertilionidae; CAR: Carollinae; DESM: Desmodontinae; GLOS: Glossophaginae; PHYLL: Phyllostominae; STE: Stenoderminae.

Tabla 2. Especies capturadas en la zona de estudio.

EMBALLONURIDAE:	*Cormura brevirostris*
	Saccopteryx bilineata
VESPERTILIONIDAE:	*Eptesicus brasiliensis*
	Myotis nigricans
	Myotis riparius
	Rhogeessa tumida
PHYLLOSTOMIDAE	
Carolliinae:	*Carollia brevicauda*
	Carollia castanea
	Carollia perspicillata
	Rhinophylla fischerae
	Rhinophylla pumilio
Desmodontinae:	*Desmodus rotundus*
Glossophaginae:	*Glossophaga soricina*
	Lionycteris spurrelli
	Lonchophylla robusta
	Lonchophylla thomasi
Phyllostominae:	*Lonchorhina aurita*
	Micronycteris megalotis
	Mimon crenulatum
	Phylloderma stenops
	Phyllostomus discolor
	Phyllostomus hastatus
	Tonatia bidens
	Tonatia minuta
	Trachops cirrhosus
Stenoderminae:	*Artibeus cinereus*
	Artibeus fuliginosus
	Artibeus (= Enchistenes) hartii
	Artibeus lituratus
	Artibeus phaeotis
	Artibeus planirostris
	Chiroderma villosum
	Ectophylla macconnelli
	Sturnira lilium
	Uroderma bilobatum
	Uroderma magnirostrum
	Vampyressa bidens
	Vampyrops (=Platyrrhinus) infuscus
	Vampyrops (=Platyrrhinus) helleri

De la subfamilia Phyllostominae se capturaron nueve especies, representadas todas ellas en abril (excepto *Phyllostomus discolor*), en mayo (excepto *Tonatia minuta*) y en julio (excepto *Micronycteris megalotis* y *Tonatia minuta*). Las especies *Trachops cirrhosus, Mimon crenulatum* y *Tonatia bidens* presentaron las mayores abundancias relativas dentro de la subfamilia. Este patrón fue permanente durante todo el muestreo, excepto en agosto cuando sólo se capturaron tres individuos de *Phyllostomus discolor* y uno de *Tonatia bidens*.

Dentro de las catorce especies de la subfamilia Stenoderminae las más abundantes y recurrentes en el tiempo fueron *Artibeus planirostris, Artibeus fuliginosus* y *Uroderma bilobatum* (especies dominantes). Recurrentes también, pero de menor abundancia se encontraron *Artibeus lituratus, Artibeus cinereus, Ectophylla macconnelli* y *Vampyrops* (= *Platyrrhinus*) *helleri*. Otras especies de este grupo sólo se registraron en uno o dos períodos: *Uroderma magnirostrum* (abundante en abril) y ausente en los otros muestreos y *Artibeus* (= *Enchistenes*) *hartii* presente en julio y agosto (aunque escasa). Las otras especies de la subfamilia Stenoderminae, tuvieron la siguiente presencia: *Artibeus phaeotis* un individuo en abril; *Chiroderma villosum* uno en julio; *Sturnira lilium* uno en mayo; *Uroderma bilobatum* uno en agosto y *Vampyrops* (= *Platyrrhinus*) *infuscus* uno en julio y dos en agosto.

En general se puede afirmar como tendencias notorias que en esta subfamilia las especies *Carollia castanea*, *Carollia perspicillata* y *Artibeus planirostris* son permanentes y dominantes; aunque otras especies pueden llegar a ejercer alguna dominancia en la comunidad, su efecto es más temporal y en ocasiones podrían ser incluso reemplazadas por otras especies.

Riqueza de especies. Los números de especies reales en la muestra indican una mayor riqueza en los dos primeros períodos de muestreo. Sin embargo, al ser los tamaños de la muestra diferentes, este valor no es de mucha confiabilidad y utilidad comparativa (tabla 4). Las comparaciones resultan más acertadas con base en el número esperado de especies E(Sn) y esto evidencia también un patrón de riqueza que se mantiene constante durante los tres primeros meses. En agosto, la riqueza se incrementa notablemente, hasta un valor de 30 en el número esperado de especies, (con un esfuerzo de muestreo menor pero con un tamaño de muestra mayor).

De acuerdo con los valores de riqueza de especies dados por los índices de Margalef (d_1) y de Menhinick (d_2) los patrones temporales muestran en ambos casos una mayor riqueza de especies en abril (d_1=5.2 y d_2=2.09) en comparación con los otros meses. Sin embargo, los valores obtenidos en

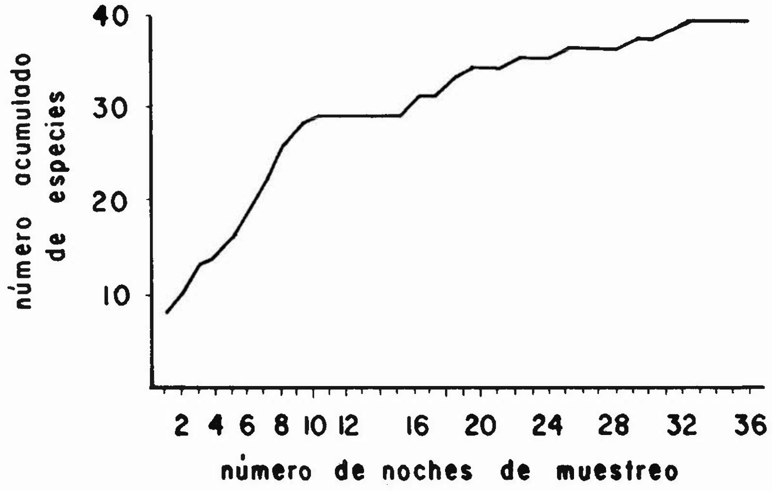

Figura 4: Número acumulado de especies capturadas

Tabla 3. Número de individuos capturados en cada período de muestreo y totales, con sus respectivas abundancias relativas (HR) en porcentaje.

	Abril		Mayo		Julio		Agosto		Totales	
Especies	N_1	HR_1	N_2	HR_2	N_3	HR_3	N_4	HR_4	N_T	HR_T
C. perspicillata	79	44.38	118	57.56	99	44.59	218	69.43	514	55.93
A. planirostris	14	7.87	20	9.76	27	12.16	23	7.32	84	9.14
D. rotundus	2	1.12	13	6.34	28	12.61	7	2.23	50	5.44
A. fuliginosus	3	1.69	4	1.95	7	3.15	25	7.96	39	4.24
C. castanea	12	6.74	8	3.90	7	3.15	5	1.59	32	3.48
U. bilobatum	13	7.30	4	1.95	5	2.25	3	0.96	25	2.72
A. lituratus	5	2.81	1	0.49	11	4.95	8	2.55	25	2.72
U. magnirostrum	13	7.30	0	0.00	0	0.00	0	0.00	13	1.41
E. macconnelli	4	2.25	3	1.46	3	1.35	1	0.32	11	1.20
A. cinereus	2	1.12	2	0.98	4	1.80	2	0.64	10	1.09
G. soricina	5	2.81	0	0.00	1	0.45	3	0.96	9	0.98
T. cirrhosus	2	1.12	4	1.95	3	1.35	0	0.00	9	0.98
M. crenulatum	2	1.12	4	1.95	2	0.90	0	0.00	8	0.87
T. bidens	1	0.56	3	1.46	2	0.90	1	0.32	7	0.76
M. riparius	0	0.00	4	1.95	3	1.35	0	0.00	7	0.76
R. pumilio	1	0.56	1	0.49	4	1.80	1	0.32	7	0.76
V. helleri	0	0.00	1	0.49	1	0.45	4	1.27	6	0.65
A. hartii	0	0.00	0	0.00	5	2.25	1	0.32	6	0.65
R. fischerae	0	0.00	2	0.98	0	0.00	3	0.96	5	0.54
L. aurita	2	1.12	2	0.98	1	0.45	0	0.00	5	0.54
P. stenops	1	0.56	2	0.98	2	0.90	0	0.00	5	0.54
P. discolor	0	0.00	1	0.49	1	0.45	3	0.96	5	0.54
P. hastatus	1	0.56	1	0.49	3	1.35	0	0.00	5	0.54
R. tumida	3	1.69	1	0.49	0	0.00	0	0.00	4	0.44
C. brevicauda	3	1.69	0	0.00	0	0.00	1	0.32	4	0.44
M. megalotis	2	1.12	2	0.98	0	0.00	0	0.00	4	0.44
S. bilineata	1	0.56	2	0.98	0	0.00	0	0.00	3	0.33
L. robusta	2	1.12	0	0.00	1	0.45	0	0.00	3	0.33
V. infuscus	0	0.00	1	0.49	0	0.00	2	0.64	3	0.33
E. brasiliensis	0	0.00	0	0.00	1	0.45	1	0.32	2	0.22
C. brevirostris	1	0.56	0	0.00	0	0.00	0	0.00	1	0.11
M. nigricans	1	0.56	0	0.00	0	0.00	0	0.00	1	0.11
L. spurelli	0	0.00	0	0.00	0	0.00	1	0.32	1	0.11
L. thomasi	1	0.56	0	0.00	0	0.00	0	0.00	1	0.11
T. minuta	1	0.56	0	0.00	0	0.00	0	0.00	1	0.11
A. phaeotis	1	0.56	0	0.00	0	0.00	0	0.00	1	0.11
C. villosum	0	0.00	0	0.00	1	0.45	0	0.00	1	0.11
S. lilium	0	0.00	1	0.49	0	0.00	0	0.00	1	0.11
V. bidens	0	0.00	0	0.00	0	0.00	1	0.32	1	0.11
TOTALES	178	100	205	100	222	100	314	100	919	100

N_1, N_2, N_3, N_4= número de individuos capturados en el respectivo período de muestreo; N_T = número de individuos totales; HR_1, HR_2, HR_3, HR_4 = abundancias relativas en porcentajes de cada especie con respecto al total de individuos capturados.

Tabla 4. Riqueza de especies de la comunidad.

Indices	Abril	Mayo	Julio	Agosto	Total
Riqueza					
S	28	25	24	21	39
$E(S_n)$	25	26	27	30	39
d_1	5.211	4.509	4.257	3.479	5.569
d_2	2.099	1.746	1.611	1.185	1.286

Convenciones: S = número de especies; $E(S_n)$ = número esperado de especies; d_1 = Indice de riqueza de Margalef; d_2 = Indice de riqueza de Menhinick.

mayo y julio no son muy diferentes entre sí y no contrastan mucho con los de abril, evidenciándose también un patrón de constancia durante estos períodos. En agosto, por el contrario, se obtienen los más bajos valores de d_1 y d_2 (3.48 y 1.18 respectivamente), indicando una menor riqueza de especies en la comunidad en este período.

Discusión de resultados

Es importante considerar que sólo se muestrearon los estratos inferiores del bosque durante parte de la noche y que las especies son capturadas de manera diferencial en las mallas, por lo tanto, los datos y el análisis representan una visión parcial y sesgada de la comunidad de murciélagos de la localidad estudiada. Sin embargo, ya que la curva del número acumulado de especies capturadas (fig. 4) disminuye su pendiente luego de las 36 noches de trampeo, indudablemente la muestra proporciona una razonable representación de las especies que componen la comunidad y que son activas en los estratos inferiores del bosque. Las tendencias en las características del muestreo halladas en este trabajo son similares a las presentadas por Fleming *et al.* (1972) para una localidad de bosque húmedo tropical y dos de bosque seco tropical, incluyendo un bosque ripario o de galería en Costa Rica, en los que siempre luego de 30 noches de muestreo disminuye la pendiente de la curva del número de especies; igual comportamiento describe Marques (1979) en varios tipos de hábitats en el Brasil.

El número de especies encontrado equivale aproximadamente al 25% de las 172 especies presentes o probables para el país (Cuervo *et al.*, 1986) y representan el 15.25% de toda la fauna de quirópteros reportada para la región neotropical (Nowak & Paradiso, 1983, citados por Fleming, 1986). Este número de especies resulta considerablemente mayor cuando se compara con los registrados en otros ecosistemas tropicales. LaVal & Fitch (1977) reportan 40 especies en un bosque húmedo tropical en Costa Rica; Marques (1979) encontró 32 especies en un bosque estacionalmente inundable en la región amazónica del Brasil y Fleming *et al.* (1972) registraron 31 especies en un bosque húmedo tropical en Panamá; en Colombia, Muñoz (1990) reporta 24 especies, en Puerto Triunfo (Antioquia, 250 m), Thomas (1972, citado por Alberico & Orejuela, 1982) reporta 29 especies en Zabaletas (Valle, a 75 m) y Alberico & Orejuela (1982), 13 especies en Junín (Nariño, a 870 m.).

El bajo número de especies e individuos capturados de las familias Emballonuridae y Vespertilionidae durante todo el muestreo quizás no refleje sus verdaderos patrones de abundancia; debido a que los muestreos no abarcaron una altura mayor de tres metros sobre el nivel del suelo se excluyen del muestreo estas especies en virtud de sus hábitos de vuelo y actividad horaria. Los vespertiliónidos salen en horas tempranas cuando aún hay luz solar, lo que incidiría en una mayor visibilidad de la malla y en la facilidad de evitarla oportunamente; además, al parecer, su vuelo transcurre a alturas considerables la mayor parte del tiempo; miembros de este grupo fueron observados a estas horas del atardecer en número abundante por encima del dosel en la zona de borde o ecotono bosque-sabana. Por otra parte, los embalonúridos se conocen por su vuelo alto y veloz y es probable que, al igual que los vespertiliónidos, tengan desplazamientos estacionales seleccionando hábitats que les proporcionen alimento abundante. Fleming *et al.* (1972) mencionan que los miembros de las familias Emballonuridae, Vespertilionidae y Mollosidae, estrictamente insectívoros, son los menos representados en las muestras debido a su capacidad de eludir las mallas y a su probable patrón de forrajeo a alturas considerables. Silva (1979) presenta indicios sobre la temprana actividad de estos grupos en relación con el conocido pico de actividad vespertino-crepuscular de los insectos, fenómeno que ocurre en forma similar con la salida del sol. Además, Humphrey & Bonaccorso (1979) mencionan que los murciélagos insectívoros podrían presentar una estrategia itinerante de forrajeo dependiendo de la oferta del recurso alimenticio; basados en trabajos de Janzen (1973) en Costa Rica, lanzan la hipótesis de que los bosques de galería o riparios podrían servir como su refugio durante la época seca además de proporcionar alimento estacionalmente abundante. Los resultados del presente trabajo podrían dar apoyo a la primera de estas ideas pero no a la segunda, ya que la presencia de las especies de los embalonúridos y vespertiliónidos fue más evidente en los meses de abril y mayo cuando se inician las lluvias y se producen los picos de producción de insectos en la localidad.

McNab (1982) concluye que la limitante en la distribución de los murciélagos neotropicales es la disponibilidad de alimento y no sus características fisiológicas (excepto para la especie hematófaga *Desmodus rotundus*). Así, el equilibrio dinámico que habría en la composición de especies de una comunidad particular, resultaría de complejas interacciones bióticas y abióticas que conducirían a diferencias manifiestas con otras comunidades (Soriano, 1983; Willig, 1986). De la misma forma, Fleming (1986) al analizar las tendencias generales en la composición de especies de comunidades de murciélagos tropicales, concluye que al menos dos factores interactúan para determinar la composición taxonómica: en primer lugar la abundancia relativa de las diferentes clases de recursos, especialmente alimento y refugios (que afecta más a los Phyllostominae que a otras subfamilias) y en segundo lugar, diferencias en el rango de distribución biogeográfica de los miembros de diferentes subfamilias (lo cual parece incidir más sobre los Glossophaginae).

La mayor producción estacional de frutos e insectos que parece ocurrir en la región de estudio al comienzo de la estación lluviosa, puede condicionar patrones de visita de especies de zonas aledañas y aún distantes, afectando los patrones de composición y abundancia de especies en la comunidad. Así, *Carollia brevicauda* y *Vampyrops* (= *Platyrrhinus*) *infuscus* podrían provenir de las zonas altas de la Cordillera Oriental y de la misma Serranía de La Macarena. Los elementos considerados endémicos del Amazonas (Koopman, 1982) pueden estar representados en la región por *Rhinophylla pumilio, Rhinophylla fischerae, Vampyressa bidens, Vampyrops infuscus, Lonchophylla thomasi* y *Artibeus phaeotis*. La presencia en la zona de estas especies, posiblemente inmigrantes, podría deberse entonces a factores relacionados con la disponibilidad del recurso alimenticio, aunque seguramente también sean importantes los patrones biogeográficos y los procesos histórico-evolutivos. Las variaciones temporales de la abundancia de las especies encontradas en este estudio evidencian la influencia de los cambios climáticos y fenológicos en la composición de la fauna (generando posibles patrones de intercambio de quirópteros entre los hábitats como estrategia para la utilización eficiente del alimento, de acuerdo a la distribución y abundancia del mismo). Sin embargo, también hay que tener en cuenta las interacciones bióticas a nivel de la estructura trófica, del nicho trófico y los indicios de competencia por alimento (sobreposición en el nicho trófico); esta información, para la comunidad de quirópteros aquí estudiada, se presenta en Rivas-Pava *et al.* (en prensa).

Hairston (1959) y más recientemente Ludwig & Reynolds (1988), discuten la importancia de tener en cuenta que por lo general el uso de los índices de riqueza presupone la existencia de una relación funcional entre el número de especies en la comunidad (S) y el número de individuos en la muestra (n) ; de lo contrario d_1 y d_2 pueden variar con el tamaño de la muestra, de una manera aún desconocida y por tanto no tienen utilidad comparativa. De acuerdo con los resultados presentados, es evidente que los valores calculados con los índices de Margalef y de Menhinick son altamente dependientes del número de especies registradas en la muestra durante cada mes. Por ejemplo, aunque el patrón de riqueza manifestado tanto por $E(S_n)$ como por d_1 y d_2 se mantiene constante durante los tres primeros meses, en agosto el valor teórico de $E(S_n)$ manifiesta un sesgo notorio derivado del elevado número de individuos de la especie *Caro-*

llia perspicillata en la muestra, que se manifiesta en un aumento en el número esperado de especies en el modelo de rarefracción. A pesar de los mencionados sesgos en el muestreo, el cálculo del número esperado de especies parece ser el mejor indicador de la riqueza. Con base en este índice, el patrón general detectado en la comunidad de quirópteros se caracteriza por poseer un número específico y poco variable de especies, aunque parece existir una variación en su identidad taxonómica.

A continuación se presentan en síntesis, las conclusiones de este estudio: 1) El número de especies registrado para la zona es considerablemente mayor cuando se compara con los provenientes de otros ecosistemas tropicales. 2) En la comunidad estudiada como ente dinámico siempre dominan y son abundantes unas pocas especies, con una subdominancia de otras por lo general en mayor número que las anteriores (comunes) y una elevada proporción de especies raras. 3) El número y las especies no parecen ser constantes y se presentan diferencias temporales (reflejadas a través de los muestreos) en el patrón de ensamblaje de la comunidad. 4) A pesar de los sesgos en el muestreo, el cálculo del número esperado de especies parece ser el mejor indicador de la riqueza de especies en la comunidad. 5) Hay evidencia de que los bosques del pie de monte cordillerano, así como los de la propia Serranía de La Macarena y aún la región amazónica aporten temporalmente a la localidad algunos grupos de quirópteros. 6) Se deben intensificar los muestreos de tal manera que abarquen toda la noche e incluyan las diferentes alturas del bosque;. igualmente se deben realizar muestreos estratificados de insectos y determinar sus picos de actividad diaria y abundancia estacional, buscando posibles correlaciones con la actividad y presencia de las especies de las familias Emballonuridae, Vespertilionidae y Molossidae. 7) Es importante realizar seguimientos fenológicos de las especies de flora más representativa de la zona que sirven de alimento a los murciélagos y determinar temporadas y picos de producción de frutos, néctar y polen; reunir información y datos sobre migraciones, especialmente de las especies *Carollia brevicauda* y *Vampyrops* (=*Platyrrhinus*) *infuscus*, así como de distribución geográfica de *Rhinophylla pumilio* y *Rhinophylla fischerae*.

Agradecimientos

Al INDERENA por su colaboración durante la fase de campo en la Estación La Curía. Al personal del Instituto de Ciencias Naturales por su ayuda en la identificación del material botánico. A los profesores Gabriel Guillot y Dr. Gary Stiles por sus valiosos comentarios. A nuestros colegas y amigos Marcela Gómez, Olga Lucía Montenegro, Yaneth Muñoz, Hugo López y Daniel Rodríguez por sus discusiones, comentarios y apoyo. A los revisores del artículo por su cuidadoso trabajo.

Literatura citada

Alberico, M & J. Orejuela. 1982. Diversidad específica de 12 comunidades de murciélagos en Nariño, Colombia. *Cespedesia* 3 (41-42): 31-40.

Anderson, S. & J.K. Jones Jr (eds). 1984. Orders and families of recent mammals of the world. The American Society of Mammalogists. A Wiley-Interscience Publication. John Wiley and Sons. New York, 686 pp.

Baker, R.J., C.S. Hood & R.L. Honeycutt. 1989. Phylogenetic relationship and classification of the higher taxonomic levels of the New World bat family Phyllostomidae. *Syst. Zool.* 38: 228-238.

Cuervo, A., J. Hernández-Camacho & A. Cadena. 1986. Lista actualizada de los mamíferos de Colombia. Anotaciones sobre su distribución. *Caldasia* 15(71-75): 471-501.

Fleming, T.H. 1986. The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 59: 135-150.

—— **, E.T. Hooper & D.E. Wilson.** 1972. Three central american bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology* 53(4): 555-569.

Goosen, D. 1964. Geomorfología de los Llanos Orientales. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 12(46): 129-139.

Hairston, N. 1959. Species abundance and community organization. *Ecology* 40(3): 404-416.

Humphrey, S.R. & F.J. Bonaccorso. 1979. Population and community ecology. In: R. J. Baker, K. Jones Jr and D. C. Carter (eds), Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, part III. *Spec. Publ. Mus. Texas Tech Univ.* 16: 1-441.

Hurlbert, S.H. 1971. The non-concept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.

Janzen, D.H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons vegetation types elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54: 687-708.

Koopman, K.F. 1982. Biogeography of the bats of South America. In M. A. Mares & H. H. Genoways (eds), Mammalian biology in South America. *Spec. Publ. Ser. Pymatuning Lab. Ecol. Univ. Pittsburgh* 6: 1-539.

Laval, R.K. & H.S. Fitch. 1977. Structure, movements and reproduction in three Costa Rican bat communities. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 69: 1-28.

Ludwin, J.A. & J.F. Reynolds. 1988. Statistical Ecology: a primer on methods and computing. A Wiley-Interscience Publication. John Wiley & Sons Eds 337 pp.

Margalef, R. 1958. Information theory in ecology. *Gen. Syst.* 3: 36-71.

Marques, S.A. 1979. Levantemento preliminar da fauna de morcegos do Parque Nacional da Amazonia com algumas inferencias sobre sua ecologia. Mimeografiado. 35 pp.

Mcnab, B.K. 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. In: T. H. Kunz (ed.), Ecology of bats. Plenum Press. New York.

Mejía, M. 1982. Contribución al conocimiento de la climatología colombiana. *Rev. Geografía Univ. Nal. Colombia* (3): 9-159.

Menhinick, E.F. 1964. A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology* 45: 859-861.

Muñoz, J. 1990. Diversidad y hábitos alimenticios de murciélagos en transectos altitudinales en un corte transversal en la Cordillera Central Colombiana. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 1(25): 1-17.

Oppenheim, V. 1941. Geología de la Cordillera Oriental. Entre los Llanos y el Magdalena. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 4(14): 175-181.

Rivas-Pava, P., P. Sáchez-Palomino & A. Cadena. (en prensa). Estructura trófica de una comunidad de quirópteros en bosques de galería de la Serranía de La Macarena (Meta-Colombia). Essays in honor of Knox Jones. Texas Tech Press.

Sanders, H.L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative *study. Am. Nat.* 102: 243-282.

Silva, T.G. 1979. Los murciélagos de Cuba. Taxonomía, morfología, distribución, ecología, importancia económica. Instituto de Zoología, Academia de Ciencias de Cuba. Editorial Académica. 423 pp.

Soriano, P.J. 1983. Las comunidades de quirópteros de las selvas nubladas de Mérida. Patrón reproductivo de los frugívoros y estrategias fenológicas de las plantas. Tesis M. Sc., Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela, 113 pp.

Van Den Bussche, R.A. 1992. Restriction site variation and molecular systematics of New World leaf-nosed bats. *J. Mamm.* 73(1): 29-42.

Willig, M.R. 1986. Bat community structure in South America: a tenacious chimera. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 59: 151-168.